

**Étude écologique des colonies
de hérons arboricoles
(*Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop.,
Ardeola i. ibis L., *Nycticorax n. nycticorax* L.)
en Camargue**

par

HEINZ HAFNER

Station Biologique de la Tour du Valat

Ces quatre espèces qui représentent la majorité du peuplement d'Ardéidés en Camargue se reproduisent en colonies généralement mixtes, soit dans les bois de feuillus en grande Camargue, soit dans les pinèdes en petite Camargue. Ces hérons font l'objet d'un programme de recherches écologiques depuis 1970¹).

La présente note traite de l'occupation spatiale de la colonie par les différentes espèces, ainsi que des données phénologiques et biologiques de la reproduction. Les observations ont été faites en 1970, 1971 et 1972 dans les deux colonies (A et B) les plus importantes établies dans des bois de feuillus. Nous avons procédé à un découpage en parcelles d'égale superficie afin d'obtenir des données comparables en divers points des deux colonies (centre, périphérie). Pour présenter le milieu de manière précise, nous avons utilisé le stratiscope, un appareil à quatre lentilles qui permet d'obtenir une représentation chiffrable de l'architecture (structure horizontale et verticale) de la végétation (Blondel & Cuvillier 1977).

Chaque nid à l'intérieur des parcelles était repéré au moyen d'une étiquette; son contenu fut contrôlé à l'aide d'un miroir fixé à un tube à rallonges quand sa hauteur était inférieure à 8 mètres et par observation à la ju-

¹) Nous reprendrons certaines données extraites d'une thèse d'Université soutenue à la Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire de Zoologie, le 20 octobre 1977.

melle quand sa hauteur excédait 8 mètres (dans ce cas, seul le nombre de poussins élevés a pu être précisé). Le comptage des nids, à l'intérieur des parcelles qui représentent le centre, la zone intermédiaire et la zone périphérique, a fourni les renseignements nécessaires pour déterminer la répartition horizontale des nids. La hauteur de chaque nid par rapport au sol a ensuite été estimée et sa position individuelle (contre le tronc, sur branches secondaires, etc.) notée. Pour les espèces peu nombreuses (Héron crabier et Héron garde-bœuf), les nids situés à l'extérieur des parcelles ont également été compris dans cette analyse. Pour aider à leur estimation, la hauteur d'un certain nombre d'arbres a été mesurée à l'aide d'un sitomètre. Ces données ont été complétées par un inventaire du nombre, espèce, hauteur et circonférence de chaque arbre dans les différentes parcelles.

Afin de contrôler la validité de certaines données nous avons fait intervenir, selon le cas, des analyses de variance ou le test statistique dit «test chi carré».

1. Présentation du milieu

1.1. La colonie A

1.1.1. Situation

Elle est située sur la rive gauche du Rhône dans la forêt riveraine où prédomine le peuplier blanc (*Populus alba*) qui constitue, avec les autres essences, l'association à *Populaetum albae* (Tallon 1958, Molinier & Tallon 1965, Molinier & Tallon 1970). Cette forêt suit le cours du fleuve sur une bande étroite qui s'élargit parfois dans les basses terres sur plus de 100 mètres. A l'endroit de la colonie A, elle couvre une superficie de 4,5 ha selon une forme trapézoïdale (grande base: 180 m, petite base : 30 m) limitée à l'Ouest par le Rhône (fig. 1). Le toit de la strate supérieure est situé à une hauteur de 15 à 20 mètres.

1.1.2. Secteur central de la colonie

Le noyau de la colonie est constitué par la partie centrale du bois, plus élevée donc plus sèche, peuplée d'ormeaux (*Ulmus minor*) et de quelques groupements de peupliers blancs (*Populus alba*) et frênes (*Fraxinus angustifolia*). Le dôme qui coiffe la quasi totalité de cette strate est régulier et se situe à 15 mètres environ. Les troncs sont dépourvus de rameaux jusqu'à une hauteur moyenne de 5 mètres. Ce milieu qui présente un aspect très homogène est pratiquement dépourvu de sous-bois et le sol est jonché de branches sèches.

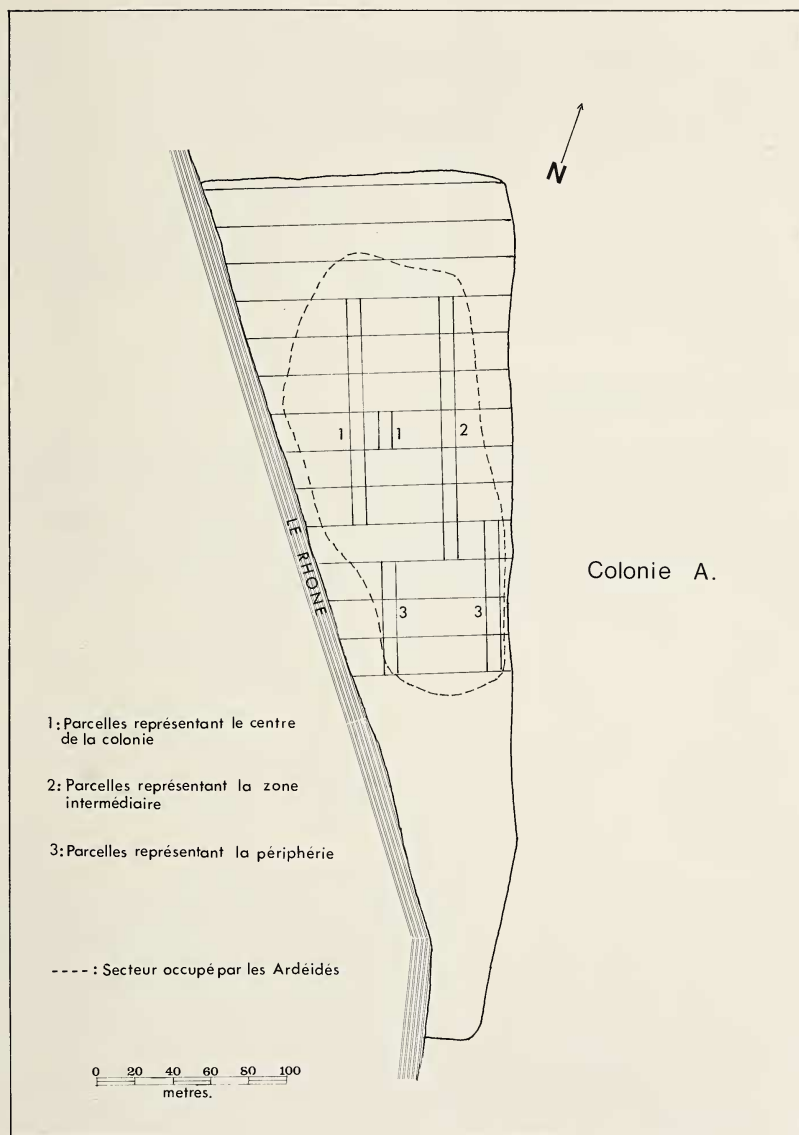


Fig. 1: Plan de la colonie A, avec le quadrillage effectué dans le sens de la largeur du bois, et les parcelles délimitées dans le sens de la longueur.

1.1.3. La zone intermédiaire

Cette zone occupe la partie Est de la futaie, vers l'intérieur des terres. Il s'agit d'un creux humide où prédominent de jeunes frênes qui n'atteignent pas dix mètres. Ce peuplement est très dense et caractérisé par la structure verticale des rameaux. Les strates supérieures sont formées par un ensemble irrégulier d'arbres espacés (peuplier blanc, peuplier noir *Populus nigra*, ormeau, frêne), d'une hauteur variable, allant jusqu'à 15 mètres. Finalement on note dans ce secteur des saules blancs (*Salix alba*), dépassant 20 mètres. Le sous-bois, particulièrement sombre, est constitué presque essentiellement de cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea*). Contrairement au secteur central, ce milieu est très hétérogène.

1.1.4. La zone périphérique

Caractérisée par un peuplement de jeunes peupliers blancs, frênes, ormeaux et saules qui ne dépassent pas huit mètres. Quelques rares peupliers blancs et saules blancs de dimensions plus importantes (15 à 20 mètres). Sous-bois très dense, presque impénétrable, composé de cornouiller sanguin et de ronces (*Rubus caesius*). L'ensemble constitue un milieu très hétérogène.

1.2. La colonie B

1.2.1. Situation

Cette colonie est établie dans une futaie en bordure d'un canal de drainage. Ce biotope qui est l'association *Populaetum albae* a gagné à cet endroit de la rive du petit Rhône vers l'intérieur de la Camargue, en suivant un canal d'irrigation. L'emplacement de la colonie se trouve à un endroit où la futaie atteint, sur une longueur d'environ 140 mètres, une largeur variant de 20 à 40 mètres (fig. 2). L'essence la plus abondante est le frêne qui voisine avec l'ormeau, l'aulne (*Alnus glutinosa*) et le saule blanc. Le peuplier blanc, absent dans la colonie proprement dite, se développe cependant en bordure Nord-Ouest de la futaie.

1.2.2. La zone centrale de la colonie

Les arbres atteignant en moyenne 15 mètres, reposent sur un sol en forme de cuvette, inondé après les fortes pluies. La strate arborescente se détache

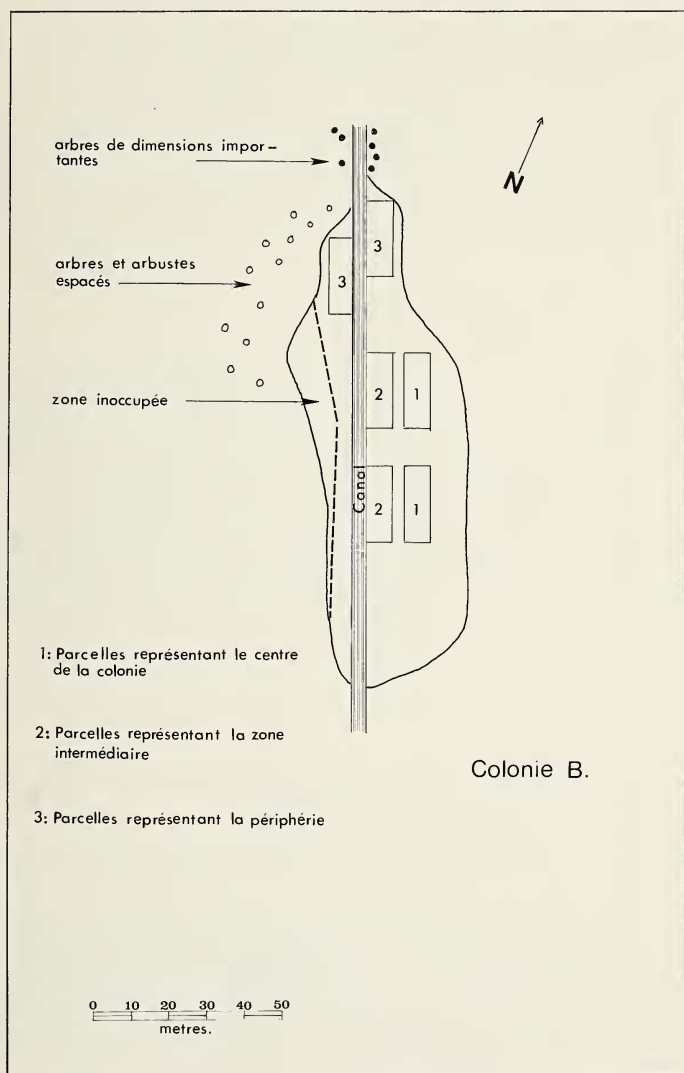


Fig. 2: Plan de la colonie B avec les parcelles délimitées.

nettement des strates inférieures qui se présentent comme un sous-bois extrêmement clairsemé de jeunes frênes. Le sol est parsemé de branches mortes.

1.2.3. La zone intermédiaire

La dépression que nous venons de décrire (zone centrale) est bordée à l'Ouest par un levadon d'environ 3 mètres de large qui suit le canal. Ce secteur est occupé surtout par de jeunes frênes qui poussent très serrés, et dont les rameaux ont une structure verticale. Il y a également quelques ormeaux et aulnes. Le sommet de la strate arborescente se situe en moyenne à 8 mètres mais quelques arbres atteignent une quinzaine de mètres. Ces arbres abritent un sous-bois assez dense constitué de ronces en majorité.

1.2.4. La zone périphérique

Cette partie du bois est caractérisée par un peuplement de jeunes frênes atteignant entre 2 et 6 mètres de haut seulement. Ces frênes d'aspect plutôt arbustif sont espacés et l'ensemble donne l'impression d'un parc jardiné. Ce milieu parfaitement homogène se transforme en bordure du canal en une futaie dense de jeunes frênes (essence prédominante), d'ormeaux et d'aulnes. Cornouiller sanguin et ronces constituent un sous-bois dense et sombre par endroits. De cet ensemble d'une hauteur moyenne de 6 mètres, émergent quelques saules blancs et aulnes atteignant environ 15 mètres de haut.

1.3. Examen comparatif de la stratification des différentes zones dans les deux colonies

Le stratiscope nous a permis de faire une analyse fine de la stratification. La hauteur des strates est conventionnellement fixée à 0,05 m, 0,25 m, 0,50 m, 1 m, 2 m, 4 m, 8 m, 16 m, 32 m et plus de 32 m. Ce sont les limites des strates du Code du C.E.P.E. (Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques). Un relevé de stratification par cette méthode (cf. Blondel & Cuvillier 1977) donne pour la station:

- 1) — Le nombre de strates représentées dans le peuplement.
- 2) — La fréquence de présence (ou de recouvrement) de la végétation dans chaque strate.

Nous avons estimé que pour une parcelle de 140 m², 25 relevés suffisaient, soit un total de 525 relevés pour la colonie A (21 parcelles) et de 150 relevés pour la colonie B.

En superposant pour chacune des zones que nous venons de décrire les données obtenues à l'aide du stratiscope dans les deux colonies, on remarque une ressemblance très sensible de la stratification (fig. 3).

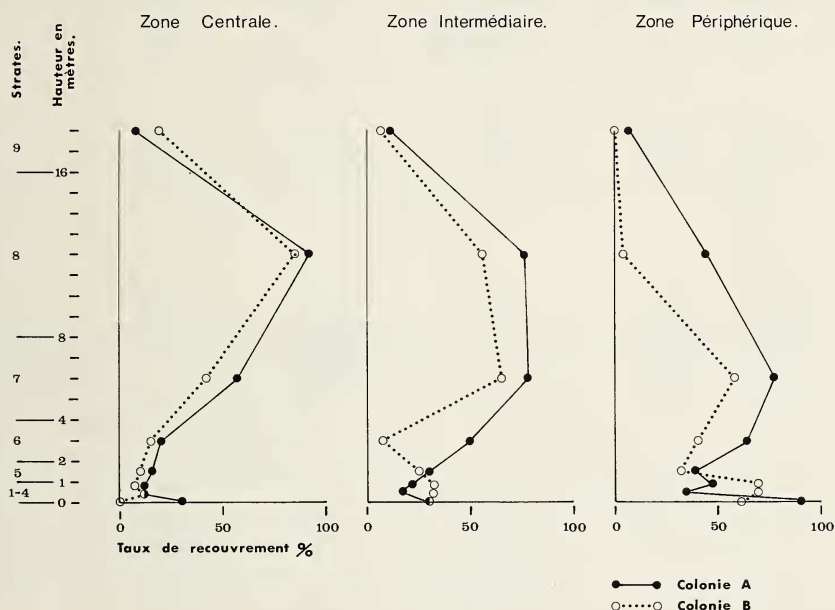


Fig. 3: Stratification des différentes zones (centre, zone intermédiaire, périphérie) dans les deux colonies.

Au centre, la strate arborescente a un recouvrement dépassant 80 %. Cette strate est nettement tranchée des strates inférieures qui présentent un sous-bois extrêmement clairsemé. Les rapports des strates dans les parties extérieures sont inverses. La strate arborescente n'est que faiblement représentée alors que le sous-bois est de plus en plus dense vers la périphérie.

Dans les deux colonies, le sol est parsemé de brindilles et de branches mortes qui fournissent les matériaux destinés à la construction des nids. Ces matériaux sont beaucoup plus abondants au centre qui présente, à l'inverse de la zone intermédiaire et de la périphérie, une abondance d'arbres de dimensions importantes. La croissance de ces arbres a entraîné un dessèchement des branches à la base des troncs et ce sont ces branches qui tombent sur le sol. Les colonies présentent donc des caractéristiques physiologiques distinctes du centre à la périphérie.

2. Occupation spatiale de la colonie par les différentes espèces

L'analyse des données sur la répartition spatiale des nids doit tenir compte de la phénologie et de la biologie de reproduction. L'interprétation des résultats n'interviendra que lorsque l'on aura procédé à l'analyse de l'ensemble des points traités.

2.1. Répartition horizontale des nids

Les résultats de l'analyse sont indiqués dans la fig. 4.

2.1.1. Colonie A

Il apparaît une nette disproportion dans la répartition des quatre espèces (fig. 4). La majorité des Aigrettes garzettes et Hérons garde-bœufs s'installent au centre de la colonie, tandis que le nombre de nids de Hérons crabiers et de Hérons bihoreaux s'accroît vers les zones périphériques. D'après le test χ^2 , tableau de contingence, la répartition horizontale des nids de l'Aigrette garzette est semblable à la répartition des nids du Héron garde-bœuf. Il en est de même pour les espèces Héron crabier et Héron bihoreau. Par contre, les différences dans la distribution sont hautement significatives ($p < 0,001$ dans chacun des cas) entre: Aigrette garzette — Héron crabier, Aigrette garzette — Héron bihoreau, Héron crabier — Héron garde-bœuf et Héron garde-bœuf — Héron bihoreau.

2.1.2. Colonie B

Remarque: Le Héron bihoreau ayant été peu abondant dans cette colonie ne fut représenté dans les parcelles que par deux nids. Pour cette espèce, nous avons donc considéré chaque nid (47 au total dont 36 se trouvaient dans la zone périphérique, mais à l'extérieur des parcelles). Les Aigrettes garzettes et Hérons garde-bœufs forment le noyau de la colonie tandis que les Hérons crabiers et Hérons bihoreaux s'installent dans les zones périphériques.

Comme pour la colonie A, les différences sont statistiquement significatives ($p < 0,001$) entre: Aigrette garzette — Héron bihoreau, Héron crabier — Héron garde-bœuf et Héron garde-bœuf — Héron bihoreau. On note en plus une différence ($p < 0,02$) entre l'Aigrette garzette et le Héron garde-bœuf. Cette différence résulte vraisemblablement du nombre assez élevé de nids d'Aigrettes garzettes dans la zone intermédiaire et en périphérie, et de l'absence totale du Héron garde-bœuf en périphérie.

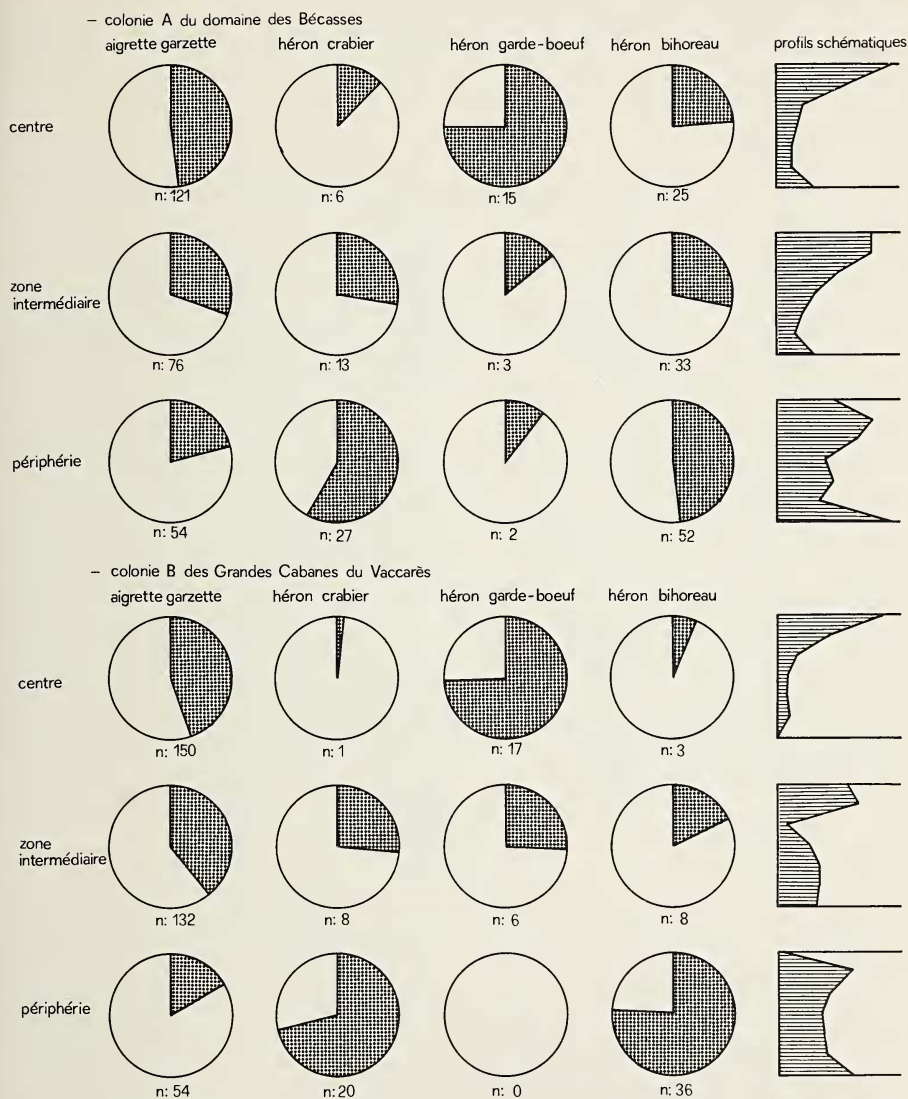


Fig. 4: La répartition horizontale des nids des quatre espèces.

On peut conclure qu'une répartition inégale des quatre espèces apparaît clairement et dans le même sens pour les deux colonies.

2.2. Implantation verticale des nids

La répartition des nids dans les différentes hauteurs est indiquée dans la fig. 5.

2.2.1. Colonie A

L'examen comparé des représentations graphiques (fig. 5) montre les faits suivants:

L'étalement des nids en hauteur est le plus accentué pour le Héron bihoreau (2 à 17 mètres), puis pour l'Aigrette garzette (3 à 16 mètres). Chez le Héron crabier et le Héron garde-bœuf on remarque une tendance à nicher dans les strates plus basses: 77 % des nids du Héron crabier et 84 % des nids du Héron garde-bœuf sont entre 2 et 10 mètres de haut.

Une analyse de variance montre l'existence de différences significatives dans la répartition verticale des quatre espèces ($p < 0,01$). Une répétition de cette analyse, sans tenir compte des valeurs obtenues pour le Héron bihoreau montre qu'il n'y a pas de différences significatives de hauteurs des nids entre l'Aigrette garzette, le Héron crabier et le Héron garde-bœuf ($p > 0,05$). D'après le test χ^2 (tableau de contingence) appliqué aux valeurs obtenues pour l'Aigrette garzette (espèce la plus proche du bihoreau en ce qui concerne la hauteur des nids), et le Héron bihoreau, c'est cette dernière espèce qui occupe les emplacements des nids les plus hauts dans cette colonie ($p < 0,02$). Malgré cette différence significative, l'image reflétée par les graphiques, ainsi que les moyennes de hauteur des nids, sont d'apparence très semblables.

2.2.2. Colonie B

Les résultats sont très différents dans la colonie B (fig. 5): seules les espèces Aigrette garzette, Héron crabier et Héron garde-bœuf sont comparables²⁾.

Les différences dans l'occupation verticale entre ces trois espèces sont significatives (analyse de variance, $p < 0,01$). Si l'on compare les résultats entre les deux colonies à l'aide du test χ^2 (tableau de contingence), l'implantation verticale ne diffère pas pour l'Aigrette garzette ($p > 0,05$). Dans la colonie B, elle se situe pour le Héron crabier dans une zone beaucoup plus basse ($p < 0,001$), et pour le Héron garde-bœuf à une hauteur sensiblement plus élevée ($p < 0,001$).

²⁾ Deux nids seulement du Héron bihoreau (à l'intérieur des parcelles) ont du être considérés pour cette analyse, mais la plupart des nids en dehors des parcelles furent situés en périphérie (fig. 4), dans une zone basse n'excédant pas 6 mètres de haut.

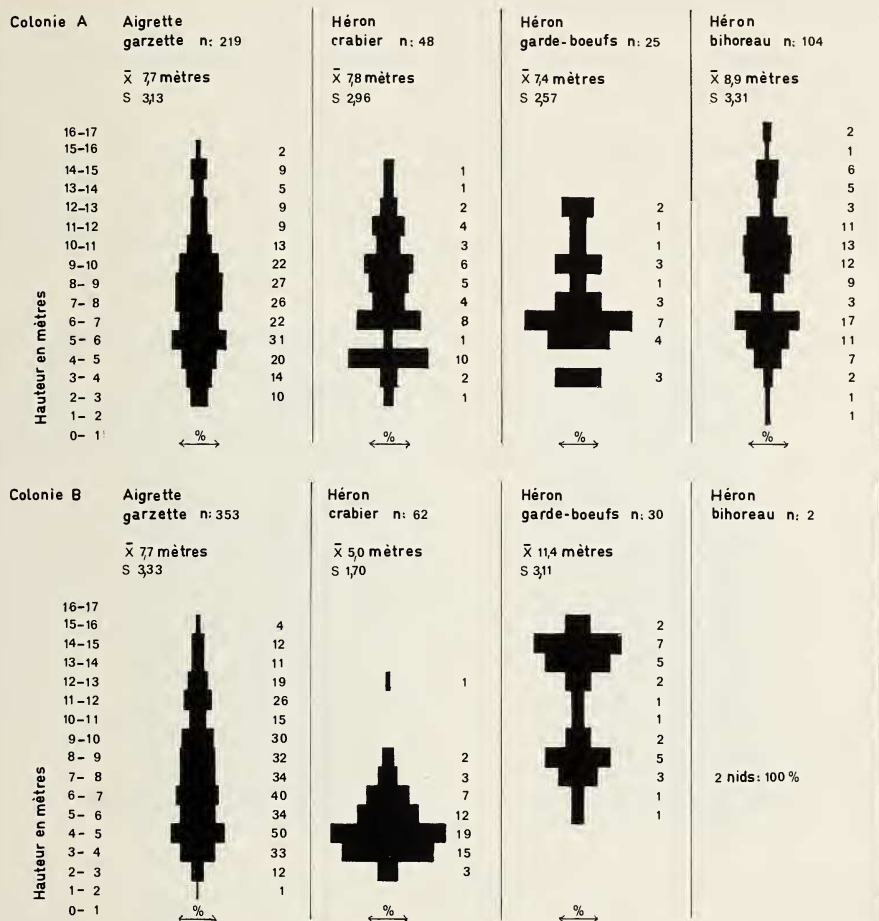


Fig. 5: La répartition verticale des nids des quatre espèces.

2.2.3. Discussion

Ces différences entre les deux colonies, dans l'implantation verticale, des quatre espèces sont sans doute en rapport avec la structure végétale. Mais si l'on tient compte de la répartition horizontale des différentes espèces qui est inégale (fig. 4), on s'aperçoit que l'existence possible d'un choix préférentiel de la part des espèces et de la compétition interspécifique sont des facteurs qui pourraient également jouer un rôle important. Ces problèmes ne peuvent être abordés avant d'avoir analysé les données sur la biologie de reproduction proprement dite.

2.3. Site et densité des nids

2.3.1. Répartition des nids en fonction de la composition spécifique du peuplement

A première vue, la stratification des nids ainsi que leur distribution indiquent en Camargue un choix préférentiel. Si, dans les deux colonies, on étudie la répartition des nids en fonction de la composition spécifique du peuplement végétal (tableau 1 et 2), on constate que le choix du support ne se porte pas toujours sur les essences les mieux représentées (fig. 6).

Tableaux 1 et 2: Répartition des nids en fonction de la composition spécifique du peuplement végétal.

Les différentes essences sont présentées, de gauche à droite, par ordre d'abondance décroissant. Il s'agit du nombre d'arbres d'une circonférence supérieure à 30 centimètres, à l'intérieur des parcelles.

Tableau 1: Colonie A en 1972: Pourcentage de nids par essence.

Espèces (Nbre de nids)	Peupl. blanc n: 258	Ormeau n: 232	Frêne n: 102	Saule n: 72	Peupl. noir n: 6	Cor- nus	Ron- ces
Aigrette garzette (217)	22 %	58 %	17 %	—	1 %	1 %	1 %
Héron crabier (47)	13 %	38 %	43 %	—	4 %	2 %	—
Héron garde-boeuf (25)	8 %	92 %	—	—	—	—	—
Héron bihoreau (104)	35 %	26 %	27 %	8 %	4 %	—	—

Tableau 2: Colonie B en 1972: Pourcentage de nids par essence.

Espèces (Nbre de nids)	Frêne n: 147	Ormeau n: 61	Aulne n: 32	Saule n: 11	Figuier n: 4
Aigrette garzette (336)	71 %	18 %	10 %	—	(1 nid)
Héron crabier (62)	97 %	3 %	—	—	—
Héron garde-boeuf (31)	90 %	10 %	—	—	—
Héron bihoreau (47)	74 %	15 %	11 %	—	—

- Dans la colonie A, bien que l'essence la plus abondante soit le peuplier blanc, c'est l'ormeau (arrivant en deuxième place) qui abrite le plus grand nombre de nids.
- Par contre, dans la colonie B, le frêne qui prédomine est l'essence la plus souvent choisie.

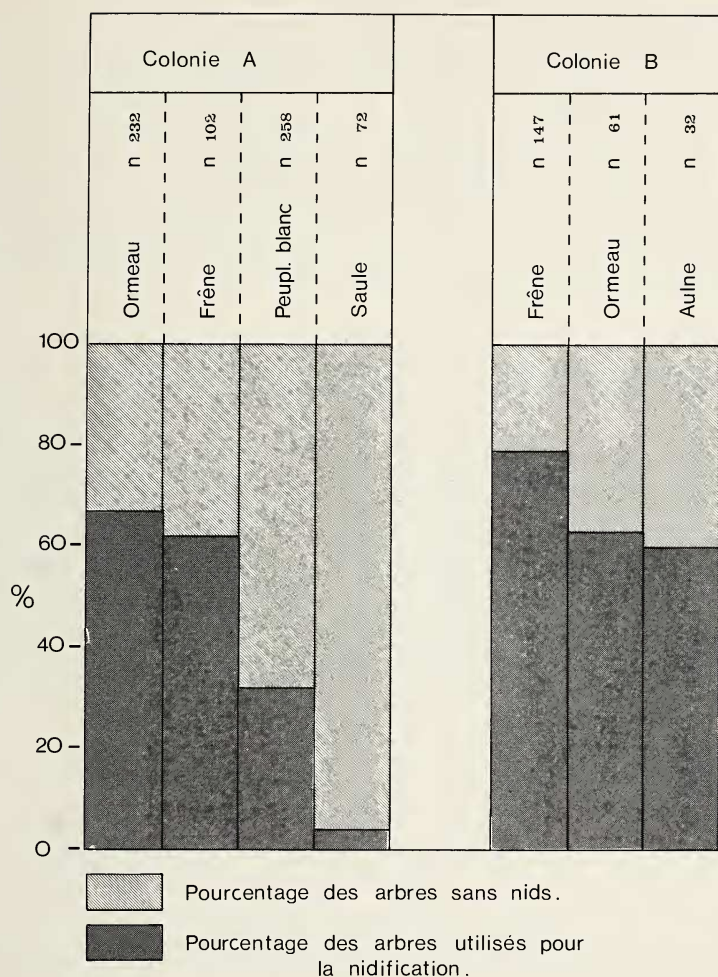


Fig. 6: Répartition des nids en fonction de la composition spécifique du peuplement végétal.

— Dans les deux colonies, le saule porte rarement des nids. Les nids du Héron bihoreau dans la colonie A, bâtis sur des saules blancs présentaient tous les mêmes caractéristiques: nids très volumineux placés tout à fait contre le tronc à une hauteur exceptionnelle de 14 à 16 mètres. La ramure du saule doit être trop flexible pour assurer un bon support des nids. D'après le volume de ces nids, il semble qu'il n'y ait pas seulement un choix du site, mais encore une adaptation de la construction du nid au site.

On constate de plus (fig. 6) que:

- L'ormeau et le frêne sont les deux essences les plus souvent utilisées dans les deux colonies.
- L'aulne (présent uniquement dans la colonie B) fait également partie des arbres le plus souvent choisis pour la nidification.
- Par contre, parmi les nombreux peupliers blancs dans la colonie A, il n'y a qu'un faible pourcentage qui abrite des nids. La plupart de ces arbres non utilisés sont de dimensions importantes et offrent apparemment des supports stables pour les nids.

2.3.2. Emplacements des nids

La Camargue est une région très ventée et l'effet néfaste du vent dans les colonies établies dans les bois de feuillus³⁾ a été souligné par divers auteurs (Galet 1931, Yeates 1950, Valverde 1955–56, Hoffmann 1958, Penot 1963). Les deux colonies sont orientées NO–SE, c'est-à-dire dans l'axe du vent, et elles sont toutes deux bien protégées du mistral par un rideau dense et élevé de peupliers blancs sur la bordure NO. On peut distinguer dans ces colonies quatre emplacements de nids caractéristiques dont la fréquence notée dans les colonies A et B est indiquée en pourcentage dans les tableaux 3 et 4.

Emplacement A: nid appuyé contre le tronc.

Emplacement B: nid installé dans une fourche formée de branches solides à structure verticale.

Emplacement C: nid bâti sur branches secondaires dans la partie extérieure de l'arbre.

Emplacement D: nid construit tout à fait dans la partie extérieure de l'arbre.

Tableau 3: Colonie A en 1972: Pourcentage de nids par emplacement caractéristique.

Espèces (nombre de nids)	A	B	C	D
Aigrette garzette (211)	32 %	30 %	20 %	18 %
Héron crabier (47)	47 %	36 %	6 %	11 %
Héron garde-boeuf (25)	40 %	32 %	16 %	12 %
Héron bihoreau (104)	55 %	29 %	12 %	4 %

³⁾ Les colonies établies dans les conifères sont moins exposées à ce danger, du fait de la plus grande stabilité des pins supportant les nids (Yeates 1950, Valverde 1955–56, Hoffmann 1958).

Tableau 4: Colonie B en 1972: Pourcentage des nids par emplacement caractéristique.

Espèces (nombre de nids)	A	B	C	D
Aigrette garzette (331)	31 %	32 %	25 %	12 %
Héron crabier (62)	40 %	58 %	2 %	—
Héron garde-boeuf (31)	10 %	64 %	16 %	10 %
Héron bihoreau (47)	68 %	24 %	6 %	2 %

Malgré l'orientation des bois dans l'axe du vent, les arbres sont secoués par des rafales de mistral (vent du NO) ou de vent marin qui souffle du SE. Dans ces cas là, les nids les plus exposés sont ceux qui sont les plus éloignés du tronc. On peut donc considérer les emplacements A et B (tableaux 3 et 4) comme étant les plus sûrs tandis que C et surtout D sont les plus menacés. Les nids sont pour la plupart installés en A et B. Les arbres qui supportent les nids ont généralement un tronc dont la circonférence est supérieure à 30 centimètres. Dans la colonie A, sur 308 arbres ayant abrité des nids, 20 seulement avaient moins de 30 centimètres de circonférence et ils ne portaient tous qu'un seul nid. Dans la colonie B, 21 arbres, sur 154 supportant des nids, avaient une circonférence inférieure à 30 centimètres.

2.3.3. Densité des nids

Calculée par unité de surface de 140 mètres carrés, ce qui correspond à la surface d'une des parcelles quadrillées, la densité des nids (pour les quatre espèces réunies) est nettement plus forte dans la colonie B que dans la colonie A (tableau 5).

Tableau 5: Densité des nids par unité de surface (moyennes par zone) dans le centre, dans la zone intermédiaire et en périphérie des deux colonies.

Nombre de nids par unité de surface: 140 m ²	Colonie A	Colonie B
Zone centrale	24	85
Zone intermédiaire	18	77
Zone périphérique	19	28

Cette différence très sensible n'apparaît guère que lors d'un recensement systématique sur plan quadrillé. Le volume végétal joue vraisemblablement un rôle important. Pour obtenir plus de précisions on a procédé à un inventaire complet du nombre d'arbres, de leur structure et de leur hauteur dans les secteurs quadrillés. Ces données s'ajoutent à l'étude de la stratification et nous avons indiqué, à titre d'exemple, les données concernant un secteur représentatif⁴⁾ de chacune des zones (centrales, intermédiaires et périphériques) délimitées dans les deux colonies (fig. 7, 8 et 9).

2.4. Utilisation du milieu dans les deux colonies

2.4.1. Les zones centrales

Dans le centre de la colonie B, les frênes de dimensions très importantes, avec des rameaux à structure verticale, sont rapprochés les uns des autres et permettent une densité de nids élevée (101).

En revanche, dans le centre de la colonie A le ligneux dominant est l'ormeau dont la structure des rameaux est de tendance horizontale, les racines rampantes ne permettant pas un rapprochement des arbres de dimensions importantes. Pourquoi cette faible densité d'ormeaux n'est-elle pas compensée par l'augmentation du nombre de nids par arbre? En l'absence d'observations comportementales régulières pendant l'époque d'installation, il semble certain que l'étendue des deux colonies et le comportement territorial des espèces jouent également un rôle important.

La surface de la colonie B est très restreinte, tandis que dans la colonie A il y a suffisamment de place permettant son extension dans l'espace. Des agressivités se déclenchent lorsqu'un certain seuil est franchi par un voisin. Valverde (1955) avait mesuré sur le plan horizontal un minimum de 75 centimètres d'écart entre deux nids, soulignant l'étendue minimale du territoire de chaque couple.

Nous n'avons jamais relevé des distances inférieures à 75 centimètres sur le plan horizontal. A la verticale, par contre, l'écart minimal entre deux nids n'était que de 25 centimètres. On a en effet observé qu'un individu faisait preuve de plus de tolérance vis-à-vis des voisins dont les nids étaient situés

⁴⁾ Il s'agit pour chacune des zones des secteurs où les effectifs sont maximaux.

immédiatement au-dessus ou en-dessous du sien que vis-à-vis de ceux dont le nid était situé sur le même plan. Dans ce dernier cas, un écart trop faible donne souvent lieu à des affrontements. Compte-tenu de la structure horizontale des rameaux dans la colonie A, la densité des nids y est probablement limitée également par le comportement territorial. On remarquera les nids rapprochés dans le sens vertical dans la colonie B et les nids plus espacés dans la colonie A (fig. 7).

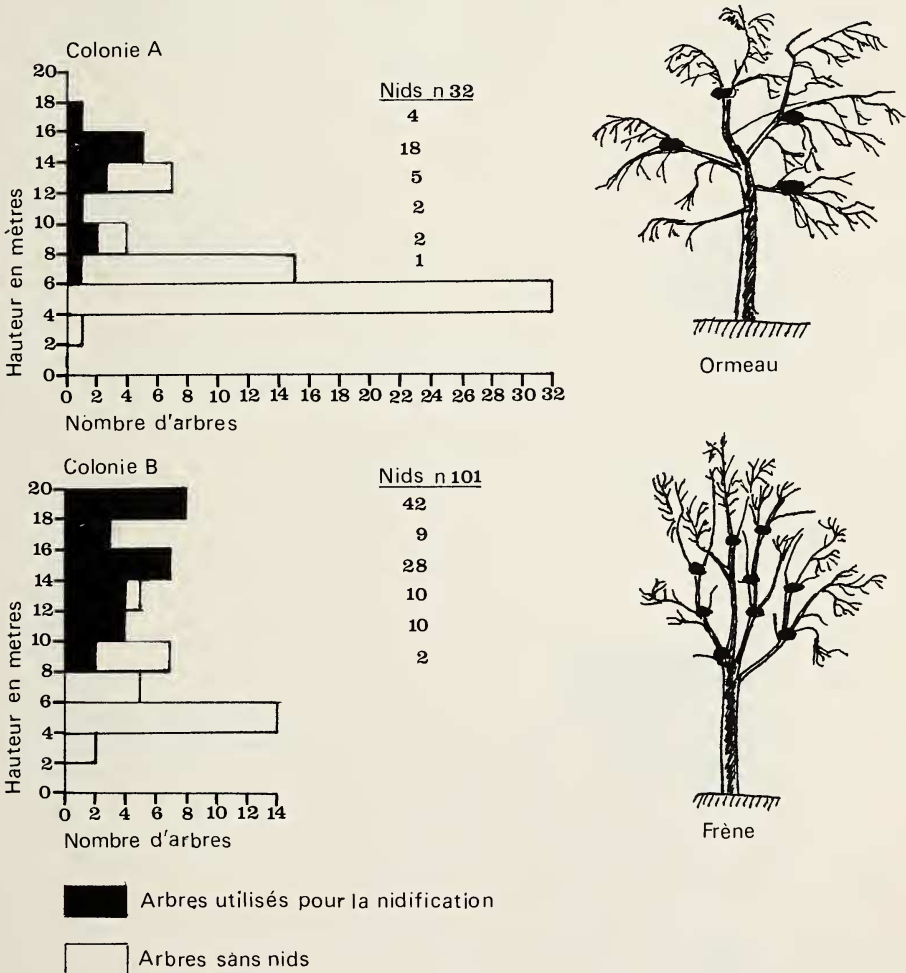


Fig. 7: Utilisation, en fonction de la structure des arbres, des zones centrales des deux colonies (explication dans le texte).

2.4.2. Les zones intermédiaires des deux colonies

Pour ces secteurs également, nous notons un nombre de nids environ trois fois plus élevé dans la colonie B que dans la colonie A. Dans la colonie B, les arbres de dimensions importantes (prédominance de frênes) d'une hauteur supérieure à 10 mètres, sont plus nombreux (26 contre 14 dans la colonie A, dont 5 peupliers blancs, 1 peuplier noir, 7 ormeaux et 1 frêne). On remarquera surtout pour la colonie A qu'une zone basse d'une hauteur inférieure à 8 mètres n'est que très peu occupée par les nicheurs. En général, ce qui est valable plus haut pour les zones centrales l'est également pour les zones intermédiaires. Ce sont les mêmes éléments qui conditionnent la densité des nids dans les deux colonies (fig. 8).

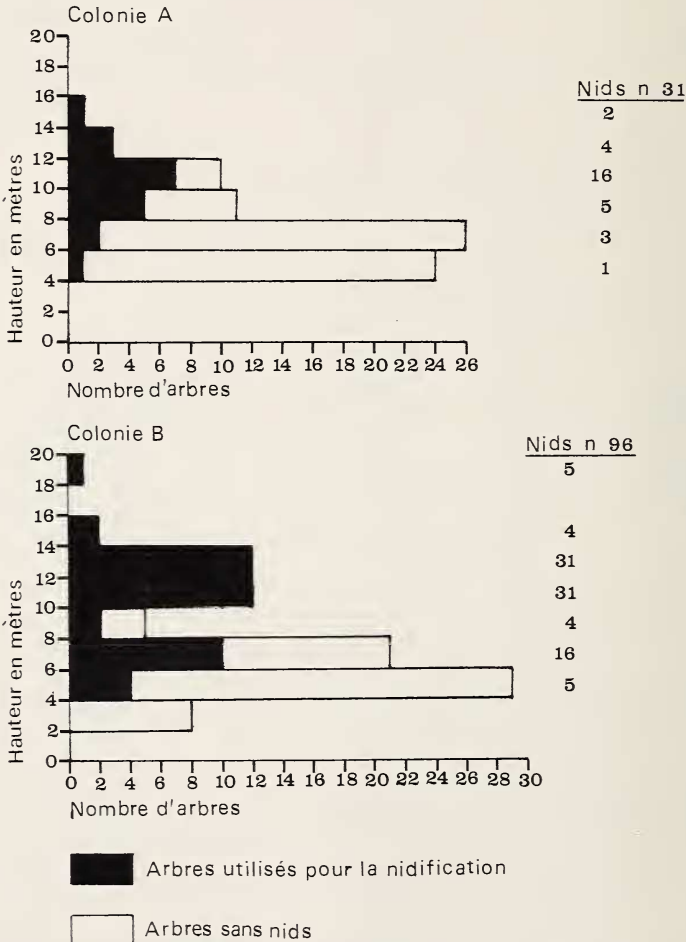


Fig. 8: Utilisation, en fonction de la structure des arbres, des zones intermédiaires des deux colonies.

2.4.3. Les zones périphériques des deux colonies

L'examen de cette figure permet de constater que, contrairement aux autres zones, les zones périphériques présentent un milieu et une densité des nids semblables dans les deux colonies. Dans les deux parcelles, il y a un nombre plus ou moins identique d'arbres et de nids. La composition floristique est caractérisée dans les deux zones par une prédominance de frênes de petite taille (surtout dans la colonie B). Dans les deux zones, la plupart des arbres utilisés par les Hérons n'ont supporté qu'un seul nid (fig. 9).

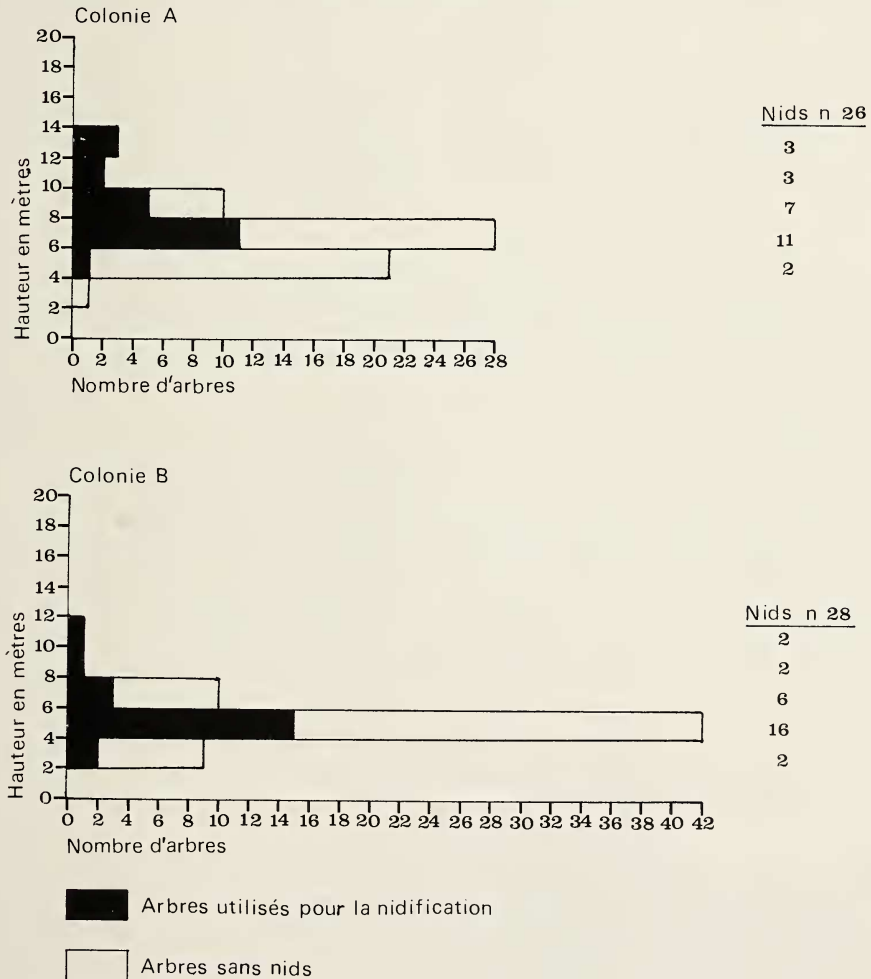


Fig. 9: Utilisation, en fonction de la structure des arbres, des zones périphériques des deux colonies.

3. Données sur la biologie de reproduction proprement dite

3.1. Epoques et chronologie de l'installation

L'installation de chacune des quatre espèces est étalée sur une période minimale de deux mois (fig. 10).

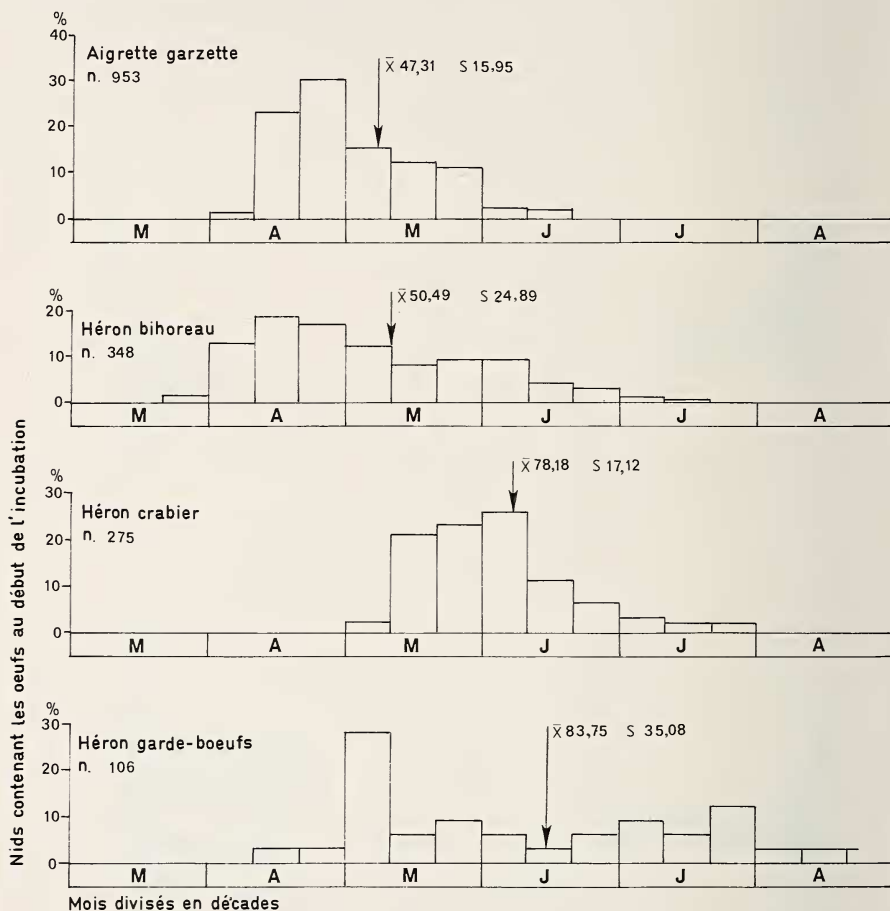


Fig. 10: Epoques et chronologie de l'installation.

Les histogrammes (fig. 10) relatent l'installation dans le temps des quatre espèces. Les époques d'installation ayant été plus ou moins identiques au cours des trois saisons d'observation (1970, 1971, 1972) pour chacune des quatre espèces, nous avons réuni les données et représenté en ordonnées le pourcentage moyen de nids contenant les oeufs au début de l'incubation. En abscisses, nous avons porté les mois divisés en décades.

De l'examen de ces histogrammes il ressort que:

- Le Héron bihoreau est la première espèce installée, suivi de l'Aigrette garzette et du Héron garde-boeuf, tandis que le Héron crabier, nicheur très tardif, ne s'installe qu'un bon mois après les Aigrettes garzettes et les Hérons bihoreaux.
- Pour l'Aigrette garzette, les pontes les plus tardives se situent en juin. Mais ceci ne concerne qu'un petit nombre d'individus et de manière générale on peut considérer l'installation de cette espèce comme terminée à la fin du mois de mai.
- L'installation des Hérons bihoreaux se poursuit de manière beaucoup plus progressive et l'on trouve encore des pontes fraîches en juillet. Cet étalement sensible (sur une période de quatre mois) est confirmé par l'écart type ($s = 24,89$) nettement supérieur à celui calculé pour l'Aigrette garzette ($s = 15,95$).
- L'installation du Héron crabier est tout d'abord caractérisée par un décalage sensible dans le temps (premières pontes en début mai). La majorité des couples s'installent seulement fin mai-début juin. Malgré les arrivées tardives à la colonie, la durée de l'époque d'installation est de trois mois.
- Quant aux Hérons garde-boeufs, l'aspect étendu et irrégulier des histogrammes, sur une durée de plus de quatre mois, est dû au fait que les pontes ont généralement lieu à deux époques distinctes, l'une se situant au début de la saison de nidification et l'autre en fin de saison. Un cas de double nichée a été prouvé (Hafner 1970), mais il est vraisemblable que quelques couples au moins se sont reproduits deux fois dans une même saison de nidification. Nos tentatives de marquage ayant échoué du fait de la quasi inaccessibilité des nids, nous n'avons pu en apporter la preuve.

3.2. La taille des pontes

Les nids à moins de huit mètres de haut ont fait l'objet de visites supplémentaires au moment des pontes. Une ponte est considérée comme complète (et fraîche) lorsque le nombre d'oeufs reste inchangé durant quatre jours (les œufs sont pondus à intervalles de 24 à 48 heures), et lorsque les éclosions ont lieu 21 à 25 jours plus tard (durée moyenne d'incubation). Les variations d'une année à l'autre, et d'une colonie à l'autre étant insignifiantes, nous avons combiné dans le tableau 6 les données des trois saisons

d'investigations (1970, 1971 et 1972), ainsi que les données résultant de 44 nids de Hérons garde-bœufs examinés en 1975⁵⁾.

Tableau 6: Taille des pontes des quatre espèces.

Espèces (nbre de nids)	taille des pontes						X	écart type s
	2	3	4	5	6	7		
Aigrette garzette (429)	3 %	11 %	40 %	41 %	5 %	—	4,3	0,87
Héron crabier (137)	(1 nid)	7 %	19 %	66 %	7 %	—	4,7	0,75
Héron garde-bœuf (66)	—	4,5 %	33 %	58 %	4,5 %	(1 nid)	4,6	0,65
Héron bihoreau (129)	2 %	54 %	28 %	15 %	(1 nid)	—	3,6	0,80

La répartition des pontes par ordre décroissant est la suivante:

- Héron crabier: 4,7
- Héron garde-bœuf: 4,6
- Aigrette garzette: 4,3
- Héron bihoreau: 3,6

D'après le test χ^2 , tableau de contingence, les différences sont significatives ($p < 0,001$) entre: Aigrette garzette — Héron crabier, Aigrette garzette — Héron bihoreau, Héron crabier — Héron bihoreau et entre Héron garde-bœuf — Héron bihoreau.

3.3. Variations saisonnières des pontes

L'ensemble des pontes déterminées a finalement été analysé d'après les époques d'installation (tranche de dizaines de jours) et la répartition de la taille moyenne des pontes est ainsi (Tableau 7):

⁵⁾ Ces 44 nids n'ont fait l'objet de contrôles réguliers qu'au moment des pontes en début de la saison. Nous ne tiendrons pas compte de ces nichées dans les analyses ultérieures portant sur:

- (1) Les variations saisonnières des pontes,
- (2) La mortalité au stade de l'œuf,
- (3) La mortalité des poussins,
- (4) Le succès de reproduction.

Tableau 7: Variations saisonnières des pontes.

Aigrette garzette

périodes	nbre de pontes	moyenne de la taille des pontes
1-10 avril	5	4,2
11-20 avril	77	4,2
21-30 avril	130	4,3
1-10 mai	129	4,6
11-20 mai	22	3,8
21-31 mai	22	3,8
1-10 juin	14	3,7
11-20 juin	2	3,5

Héron bihoreau

périodes	nbre de pontes	moyenne de la taille des pontes
1-10 avril	1	4,0
11-20 avril	14	3,6
21-30 avril	25	3,7
1-10 mai	10	3,7
11-20 mai	10	4,1
21-31 mai	15	3,1
1-10 juin	21	3,6
11-20 juin	8	3,5
21-30 juin	6	3,0
1-10 juillet	2	3,0
11-20 juillet	2	3,0

Héron crabier

périodes	nbre de pontes	moyenne de la taille des pontes
1-10 mai	1	5,0
11-20 mai	25	4,8
21-31 mai	36	4,8
1-10 juin	39	4,8
11-20 juin	17	4,8
21-30 juin	9	4,7
1-10 juillet	4	3,5
11-20 juillet	2	4,0
21-31 juillet	4	3,5

Héron garde-boeuf

périodes	nbre de pontes	moyenne de la taille des pontes
1-10 mai	9	4,6
21-31 mai	5	4,6
11-20 juin	2	5,5
21-30 juin	4	4,8
1-10 juillet	1	5,0
11-20 juillet	1	5,0

— Chez l'Aigrette garzette la taille des pontes est maximale entre le 1^{er} et le 10 mai (après avoir augmenté légèrement); après, jusqu'au 20 juin, elle diminue nettement. Les différences sont significatives ($F = 5,86$ $p < 0,01$).

- La taille moyenne des pontes du Héron crabier change également au courant des neuf décades du 1^{er} mai au 31 juillet ($F = 3,57$ $p < 0,01$). Du 1^{er} mai au 30 juin, la taille des pontes reste assez constante, avec un maximum entre le 1^{er} et le 10 Juin; en juillet elle diminue sensiblement.
- Chez le Héron garde-bœuf ($F = 0,70$) et le Héron bihoreau ($F = 1,30$) on ne constate pas de variations saisonnières dans la taille des pontes ($p > 0,5$). L'installation de ces deux espèces se poursuit de manière beaucoup plus progressive que celle de l'Aigrette garzette et du Héron crabier (fig. 10).

Les pontes tardives du Héron garde-bœuf sont aussi importantes, en nombre d'œufs pondus que les premières. D'après le nombre de jeunes observés dans les nids inaccessibles au miroir, il semble que chez le Héron garde-bœuf les pontes se maintiennent à un niveau régulier pendant une durée de quatre mois.

Une variation saisonnière dans la taille des pontes existe chez la plupart des espèces d'oiseaux (Klomp 1970). Cet auteur distingue deux groupes: le premier étant caractérisé par une valeur maximale dès le début de la nidification, et une diminution progressive ensuite; le deuxième montrant d'abord une augmentation jusqu'aux maximaux suivi d'une diminution peu importante. Lack (1954) suggérait que les espèces appartenant au premier groupe ne faisaient qu'une nichée par an, contrairement à celles du deuxième groupe, caractérisées par des doubles ou même par des triples nichées. Rappelons que pour le Héron garde-bœuf un cas de double nichée a pu être prouvé (Hafner 1970). A part les passereaux la plupart des espèces d'oiseaux ne font en Europe qu'une nichée par an, en fonction du temps qu'il faut pour l'incubation et l'élevage des jeunes, et de la durée restreinte (saisonnière) des conditions écologiques favorables (Lack 1968). Les doubles nichées dépendent de la durée des conditions favorables et elles sont caractéristiques d'une région plutôt que d'une espèce (Lack 1968). Dans le cas du Héron garde-bœuf en Camargue, il faut envisager la double nichée, également en relation avec l'état pionnier d'une population qui bénéficierait d'une abondance de nourriture sans compétiteurs (Hafner 1975).

3.4. Le taux du succès de reproduction

La collecte des données exige le contrôle régulier d'un grand nombre de nichées. Lorsque les jeunes ont atteint l'âge de 25 jours environ, l'état d'un grand nombre de nichées ne peut plus être suivi. Les jeunes quittent souvent le nid et demeurent cachés dans le feuillage. A l'âge de 30 jours, ils se déplacent en vol. Nous ne pouvons donc pas tenir compte ici de la mortalité qui survient après cet âge.

Pendant les trois saisons 1970, 1971 et 1972, 953 nids d'Aigrette garzette (dont 429 avec le miroir), 275 nids de Hérons crabiers (103 avec le miroir), 106 nids de Hérons garde-bœufs (17 avec le miroir) et 348 nids de Hérons bihoreaux (104 avec le miroir), ont pu être contrôlés du début de l'installation jusqu'à l'âge de 25 jours environ des poussins.

Une première analyse réunit les données collectées en 1970, 1971 et 1972, dans le but de faire connaître le succès de reproduction pour cette région.

Malheureusement, seul un nombre limité de nids de Hérons garde-bœufs a pu être contrôlé avec le miroir, ce qui rend difficile un examen comparatif des résultats pour cette espèce, avec les résultats pour chacune des trois autres espèces.

Remarque: Toutes les données concernant la mortalité et le succès de reproduction ont été contrôlées à l'aide du test χ^2 (Tableau 2×2 , avec la correction de Yates qui le rend plus sévère; cf. Cavalli Sforza 1969, pp. 55-58).

3.4.1. Données sur la mortalité

Les données sur la mortalité sont condensées dans le tableau 8.

Tableau 8: La mortalité survenue dans les nichées pendant l'incubation et pendant l'élevage des jeunes (calculée en pourcentage par rapport au nombre d'œufs pondus).

	% mortalité au stade de l'œuf et des poussins			
	Aigrette garzette 429 nids	Héron crabier 103 nids	Héron garde-boeuf 17 nids	Héron bihoreau 104 nids
Oeufs non éclos	5,4	5,1	6,1	5,2
Oeufs perdus	12,0	2,8	4,9	8,2
Poussins morts < 15 jours	9,7	9,2	7,3	9,0
Poussins morts > 15 jours	6,6	3,7	4,9	7,4
Total mortalité	33,7	20,8	23,2	29,8

En ce qui concerne la mortalité au stade de l'œuf on peut retenir que l'Aigrette garzette subit la perte la plus élevée des quatre espèces (17,4%), suivie par le Héron bihoreau avec une perte inférieure ($p > 0,05$) de 13,4%. Pour le

Héron crabier il apparaît une perte bien moindre ($p < 0,001$) de 7,9% seulement. On peut noter comme renseignement supplémentaire que 17 nids de Hérons garde-bœufs ont une perte de 11,0 %.

On peut distinguer deux phases principales dans l'analyse de la mortalité des poussins:

- a) L'époque de gardiennage (jusqu'à l'âge de 15 jours environ) et,
- b) La période où les poussins restent seuls au nid (après l'âge de 15 jours).

Les poussins des quatre espèces ont la capacité de quitter le nid dès l'âge de 15 jours, parfois même avant. Siegfried (1972) donne des époques identiques pour le Héron garde-bœuf et Mc Vaugh (1972) a noté que dès l'âge de 12 jours les jeunes Hérons bihoreaux commencent, pendant des périodes courtes, à se percher à côté du nid.

Les pertes durant l'époque de gardiennage ne diffèrent pas de manière significative d'une espèce à l'autre. Par contre, durant la deuxième phase de l'élevage, les pertes notées pour le Héron crabier sont inférieures à celles survenues dans les nichées de l'Aigrette garzette ($p < 0,01$) et du Héron bihoreau ($p < 0,02$). Le test n'a pas révélé des différences significatives entre les pertes notées pour le Héron garde-bœuf et celles subies par les trois autres espèces (très peu de nids de Hérons garde-bœufs).

Les causes de la mortalité ont déjà fait l'objet d'une publication (Hafner 1978) dont les principales conclusions peuvent se résumer comme suit: Les intempéries et le fait que les éclosions sont échelonnées sont les principaux facteurs de mortalité. Pendant l'époque d'élevage, la différence d'âge entre le premier et le dernier poussin éclos est responsable de la mort d'un grand nombre de jeunes. La prédation est très peu importante et dans l'ensemble la mortalité en Camargue est inférieure à celle constatée dans d'autres régions de reproduction.

3.4.2. Le succès de reproduction en Camargue

Pour les nids dont la ponte a pu être déterminée, le nombre d'oeufs ayant produit des jeunes âgés de 25 jours exprime le succès de reproduction en pourcentage par rapport au nombre d'oeufs pondus. Un nombre important

de nids examinés à la jumelle a fourni des données complémentaires, présentées sous forme de moyenne du nombre de jeunes (de 25 jours) élevés par nid. Les résultats sont indiqués dans le tableau 9.

Tableau 9: Le succès de reproduction en Camargue pendant les trois saisons de reproduction 1970, 1971 et 1972.

Espèces	Contrôles avec miroir					Contrôles à la jumelle		
	Nbre de nids	Nbre d'oeufs	Jeunes élevés	Succès d'élevage	Nbre de jeunes issus par nid	Nbre de nids	Jeunes élevés	Nbre de jeunes issus par nid
Aigrette garzette	429	1 857	1 229	66,2 %	2,9	524	1 595	3,0
Héron crabier	103	490	388	79,2 %	3,8	172	574	3,3
Héron garde-boeuf	17	82	63	76,8 %	3,7	89	268	3,0
Héron bihoreau	104	367	258	70,3 %	2,5	244	544	2,2

Comme l'ont déjà indiqué les données sur la mortalité, le Héron crabier a un succès de reproduction sensiblement plus élevé que l'Aigrette garzette ($p < 0,001$) et le Héron bihoreau ($p < 0,01$). Quant au Héron garde-boeuf, rappelons qu'il faut considérer les données concernant cette espèce avec prudence, compte-tenu du nombre restreint de nids examinés. Ces données sont cependant renforcées par les résultats obtenus plus récemment par l'observation à la jumelle de nids de Hérons garde-boeufs: En 1975, 152 poussins ont été élevés avec succès en 45 nids, soit 3,4 par nid en moyenne. Dans 51 nids en 1976, 192 poussins ont été élevés, soit une moyenne de 3,8 par nid. Ces données indiquent un succès de reproduction élevé qui se rapproche de celui du Héron crabier.

3.4.3. Le succès de reproduction selon la saison et la colonie

Le succès de reproduction a été analysé d'après les saisons 1970, 1971 et 1972 pour l'Aigrette garzette, le Héron crabier et le Héron bihoreau (tableau 10).

Tableau 10: Le succès de reproduction d'après les saisons (données réunies pour les deux colonies).

Espèces	Année	Nombre de nids	Nombre d'oeufs	Nbre de jeunes élevés	Succès de reproduction	Nombre de jeunes issus par nid
Aigrette garzette	1970	156	671	450	67,1%	2,9
	1971	57	250	150	60,0%	2,6
	1972	216	936	629	67,2%	2,9
Héron crabier	1970	49	237	194	81,9%	4,0
	1971	18	82	72	87,8%	4,0
	1972	36	171	122	71,3%	3,4
Héron bihoreau	1970	38	132	91	68,9%	2,4
	1971	39	139	94	67,6%	2,4
	1972	27	96	73	76,0%	2,7

Les seules différences significatives surviennent entre:

- Les saisons 1971 et 1972, pour le succès de reproduction de l'Aigrette garzette ($p < 0,05$).
- Les saisons 1971 et 1972, pour le succès de reproduction du Héron crabier ($p < 0,01$).
- Les saisons 1970 et 1972, pour le succès de reproduction du Héron crabier ($p < 0,02$).

En 1971, le succès de reproduction de l'Aigrette garzette est inférieur à celui constaté en 1972. C'est l'inverse pour le Héron crabier qui avait un succès de reproduction plus faible en 1972 qu'en 1971 et 1970.

La comparaison du succès de reproduction d'une saison à l'autre, en traitant les deux colonies séparément (tableau 11) a révélé des différences significatives de 1971 à 1972 pour l'Aigrette garzette dans la colonie A ($p < 0,05$), et entre 1970 et 1972 pour le Héron crabier dans la colonie B ($p < 0,01$). Seul, le succès de reproduction des Aigrettes garzettes et Hérons crabiers dans les colonies A et B, ainsi que le succès de reproduction des Hérons bihoreaux dans la colonie A, peuvent faire l'objet de cette analyse. Les Hérons bihoreaux furent trop peu abondants à l'intérieur des parcelles délimitées dans la colonie B, et trop peu de nids de Hérons garde-boeufs purent être examinés au miroir.

Les conditions climatiques furent à peu près identiques pendant les saisons 1970, 1971 et 1972, chacune de ces saisons ayant été caractérisée par la fréquence habituelle des vents et des orages. Il en est de même pour les niveaux d'eau des marais et des étangs et rien ne permet de mettre les écarts entre deux saisons en relation avec les conditions climatiques et trophiques.

Tableau 11: Analyse comparative du succès de reproduction de l'Aigrette garzette, du Héron crabier et du Héron bihoreau d'après saison et colonie.

Espèces	Colo- nie	Année	Nbre de nids	Nbre d' oeufs	Nbre de jeunes élevés	Succès de repro- duction	Nbre de jeunes issus par nid
Aigrette garzette	A	1970	156	671	450	67,1%	2,9
	A	1971	40	167	105	62,9%	2,6
	A	1972	114	485	351	72,4%	3,1
	A	Total	310	1323	906	68,5%	2,9
Aigrette garzette	B	1971	17	83	45	54,2%	2,6
	B	1972	102	451	278	61,6%	2,7
	B	Total	119	534	323	60,5%	2,7
Héron crabier	A	1970	30	143	115	80,4%	3,8
	A	1971	14	66	59	89,4%	4,2
	A	1972	12	57	46	80,7%	3,8
	A	Total	56	266	220	82,7%	3,9
Héron crabier	B	1970	19	94	79	84,0%	4,2
	B	1971	4	16	13	81,3%	3,3
	B	1972	24	114	76	66,7%	3,2
	B	Total	47	224	168	75,0%	3,6
Héron bihoreau	A	1970	38	132	91	68,9%	2,4
	A	1971	37	133	90	67,7%	2,4
	A	1972	25	88	67	76,1%	2,7
	A	Total	100	353	248	70,3%	2,5

Examinons de plus près les données qui s'écartent de la moyenne par la faiblesse du succès de reproduction qu'elles indiquent. Ces données proviennent des nids suivants (tableau 11):

- 40 nids d'Aigrettes garzettes dans la colonie A en 1971,
- 17 nids d'Aigrettes garzettes dans la colonie B en 1971,
- 24 nids de Hérons crabiers dans la colonie B en 1972.

Le succès de reproduction particulièrement faible du Héron crabier en 1972 (colonie B) peut s'expliquer de la manière suivante: en 1970 et 1971, le total de nids d'Aigrettes garzettes dans cette colonie fut respectivement de 340 et 320, alors qu'en 1972 les effectifs passaient à plus de 650 nids. Pendant les deux premières années d'observation, les nids des Hérons crabiers se trouvaient dans une zone suffisamment protégée du vent. Cette zone fut occupée en 1972 par les Aigrettes garzettes et les Hérons crabiers, nicheurs tardifs (fig. 10), s'établirent dans une zone périphérique (fig. 4) exposée aux intempéries et à la prédation par les choucas (*Corvus monedula*), d'où une mortalité plus élevée dans les nichées.

En 1971, les 40 nids d'Aigrettes garzettes dans la colonie A et les 17 nids d'Aigrettes garzettes dans la colonie B ont été choisis arbitrairement en périphérie des colonies et ce sont vraisemblablement les mêmes facteurs qui ont réduit le succès de reproduction. Il faut préciser cependant que les nids en périphérie du secteur occupé dans la colonie A sont mieux protégés du fait de l'étendue importante du bois (fig. 1).

Une analyse comparative des deux colonies (tableau 11) montre les faits suivants:

- Le succès de reproduction (en pourcentage) des Aigrettes garzettes et des Hérons crabiers dans la colonie A est toujours supérieur à celui enregistré dans la colonie B, sauf pour les Hérons crabiers en 1970.

La différence survenue entre les deux colonies (données réunies pour les 3 saisons) est significative pour l'Aigrette garzette ($p < 0,01$) et également pour le Héron crabier ($p < 0,05$).

3.4.4. Comparaison du succès de reproduction dans le centre et en périphérie d'une même colonie

Le succès de reproduction dans le centre et en périphérie a pu être comparé en 1972 pour les espèces dont un certain nombre de nids a pu être contrôlé au miroir dans ces deux zones d'au moins une des deux colonies (figure 11). Les données ont pu être contrôlées à l'aide du test χ^2 , tableau 2×2 , avec la correction de Yates.

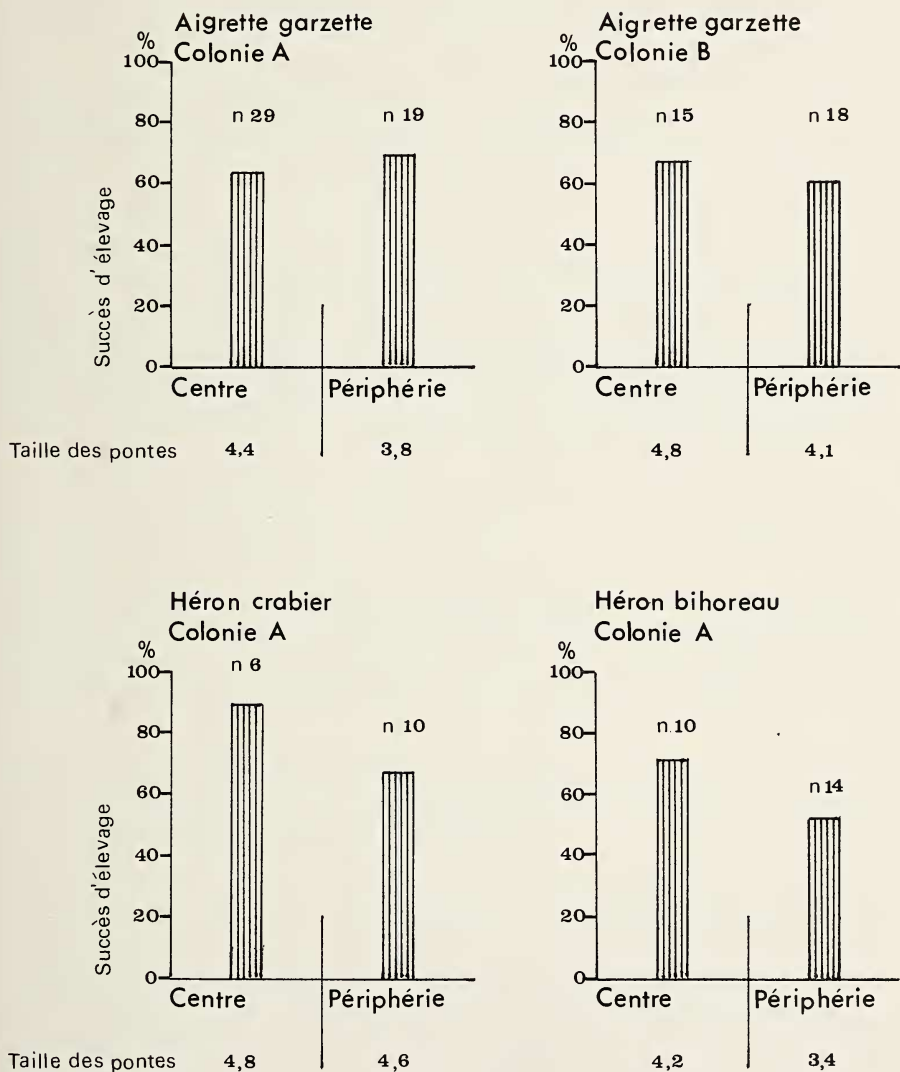


Fig. 11: Comparaison du succès d'élevage dans le centre et en périphérie d'une même colonie.

On constate que:

- Généralement, le succès de reproduction a tendance à diminuer du centre vers la périphérie, sauf pour les Aigrettes garzettes dans la colonie A. (Aucune des différences notées entre le centre et la périphérie n'est significative.)
- La taille des pontes a une nette tendance à diminuer du centre vers la périphérie dans chacun des cas présentés. Les différences sont significatives pour les Aigrettes garzettes dans les colonies A ($p < 0,05$), et B ($p < 0,01$).

3.4.5. Le succès d'élevage d'après le support des nids

L'analyse du succès d'élevage d'après les quatre emplacements caractéristiques A, B, C et D des nids (tableaux 6 et 7), n'a pas révélé des différences significatives. Rappelons que la plupart des oiseaux occupent les supports A et B considérés comme étant les plus sûrs.

3.5. Discussion

L'interprétation des résultats consignés dans ce chapitre permet de comparer les conditions écologiques dans les deux colonies et de définir, au niveau d'une même colonie, les positions géographiques ainsi que les caractéristiques du milieu les plus favorables à la nidification des quatre espèces.

Il convient, tout d'abord, de rappeler certaines différences notées entre les deux colonies pendant une même saison.

3.5.1. Comparaison des deux colonies

- a) Etendue des deux colonies: La colonie A occupe un vaste territoire (fig. 1) et la colonie B un bois d'une étendue très restreinte (fig. 2).
- b) La densité des nids: Calculée par unité de surface, la densité des nids est environ quatre fois plus forte dans la colonie B que dans la colonie A, à l'exception de la zone périphérique (tableau 5).
- c) Le succès de reproduction: Le succès de reproduction des Aigrettes garzettes et des Hérons crabiers dans la colonie A est supérieur à celui noté dans la colonie B (tableau 11). Les deux autres espèces ne sont pas comparables (problèmes d'échantillonnage).

D'après ces observations, on peut penser que la colonie A est le lieu de reproduction le plus favorable des deux colonies. Son étendue importante offre suffisamment de sites favorables à l'établissement d'un grand nombre de nicheurs, sans que ceux-ci soient gênés par le comportement territorial des voisins, lorsque la densité des nids est élevée.

L'impression laissée par nos observations dans la colonie B est que la zone centrale, toujours occupée en premier, est rapidement saturée par les nicheurs. Cette impression fut renforcée par les observations suivantes: Un total de 38 sur 329 nids d'Aigrettes garzettes, soit 11,6%, disparut après l'envol des jeunes. Un marquage permit de constater que les mêmes branchettes avaient été réutilisées pour la construction de nids dans d'autres parties de la colonie. Finalement, toute une série de nids servit deux fois, sans qu'ils aient été changés de place. Il s'agissait de huit nids construits en début de saison par des Aigrettes garzettes qui y élevèrent leur progéniture. Ces mêmes nids furent occupés plus tard par des Hérons garde-boeufs. Un nid de Hérons crabiers fut occupé plus tard par un couple de Hérons bihoreaux et deux nids construits par des Hérons bihoreaux servirent ultérieurement à la nidification du Héron crabier.

Dans la colonie A, aucun nid ne fut porté disparu après l'envol des jeunes, ou ne servit à une deuxième nidification. Par contre, on pouvait remarquer, dans la plupart des parcelles, d'anciens nids non utilisés.

Ces observations semblent bien confirmer pour la colonie B une saturation des sites de nids (et des matériaux). Cette saturation n'existe pas dans la colonie A.

3.5.2. Comparaison des faits observés dans la zone centrale et dans la zone périphérique des deux colonies

- a) L'établissement de la colonie en début de saison: Pendant les trois saisons 1970, 1971 et 1972, la colonisation a eu lieu d'abord dans les zones centrales des deux colonies. De là, les territoires occupés se sont ensuite étalés vers la périphérie, avec les arrivées d'autres nicheurs.
- b) La taille des pontes: Elle a une nette tendance à diminuer du centre vers la périphérie (fig. 11).
- c) Le succès de reproduction: Comme la taille des pontes, le succès de reproduction a tendance à diminuer du centre vers la périphérie (fig. 11).

Les données réunies dans la figure 11 sont complétées par celles qui concernent (tableau 11):

- 40 nids d'Aigrettes garzettes dans la colonie A en 1971,
- 17 nids d'Aigrettes garzettes dans la colonie B en 1971,
- 24 nids de Hérons crabiers dans la colonie B en 1972.

Toutes ces nichées, exclusivement en périphérie des colonies, ont eu un succès de reproduction faible (tableau 11).

Ces faits indiquent que le centre d'une colonie est plus favorable à la réussite des nichées que la zone périphérique, et qu'il fait l'objet d'un choix préférentiel de la part des nicheurs.

Klomp (1970) rappelle la constatation faite pour de nombreuses espèces d'oiseaux à savoir que les femelles pondent moins d'oeufs lors d'une première nidification (qui peut avoir lieu selon l'espèce dans la première année de vie, mais également à un âge plus élevé).

D'après les exemples démontrés par Klomp (1970), les différences entre les pontes des femelles plus jeunes et des femelles plus âgées sont faibles et n'excèdent généralement pas un demi oeuf en moyenne.

En ce qui concerne les Ciconiiformes (ordre qui réunit les Ardeidae, Threskiornithidae et Ciconiidae), nous ne possédons des informations que sur la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*): Il a été démontré pour cette espèce, que les individus qui nichent une première fois (à l'âge de 3 à 5 ans), élèvent en moyenne moins de poussins que des sujets plus âgés (données de Hornberger et Schüz, analysées par Lack 1966).

Généralement, les oiseaux nichant pour la première fois ont tendance à pondre plus tard dans la saison que les oiseaux plus âgés (Klomp 1970). Il ressort de l'examen comparé des observations (a, b et c) dans le centre et en périphérie des colonies A et B que le centre est vraisemblablement occupé en début de saison par des oiseaux plus âgés et plus expérimentés. Cette hypothèse est renforcée par les données contenues dans la littérature que nous venons d'évoquer, Compte tenu des différences spécifiques concernant les époques d'installation (fig. 10), cette hypothèse ne doit être envisagée qu'au niveau intraspécifique.

3.5.3. Avantages que présente la zone centrale d'une colonie par rapport à la zone périphérique

Logiquement, le centre d'un bois offre une meilleure protection contre le vent et contre les prédateurs (corvidés) que la périphérie.

D'autres facteurs, très importants doivent aussi être pris en considération:

- a) la disponibilité,
- b) l'accessibilité des matériaux destinés à la construction des nids. Les nids sont construits à partir de branches mortes ramassées avec le bec, sur le sol de la colonie, dans les endroits les plus proches possibles du territoire choisi.

Rappelons que dans les deux colonies étudiées, le sol est parsemé de branches mortes, à l'exception de la zone périphérique de la colonie B dont le sol, recouvert d'une pelouse, ne supporte que des arbres très jeunes qui ne produisent pas de bois mort. L'étude de la stratification a montré (fig. 3) que le centre des deux colonies présente un sous-bois extrêmement clairsemé, alors que la périphérie est caractérisée par un sous-bois dense. C'est dans les parties dépourvues de sous-bois que le bois mort est le plus facilement accessible. Les Ardéidés qui s'installent dans le centre n'ont donc pratiquement pas à s'éloigner du territoire choisi. Souvent, on les voit descendre à la verticale sur le sol et remonter avec une branche dans le bec. Les secteurs caractérisés par un sous-bois dense sont moins favorables puisque l'accès au sol y est difficile, ce qui oblige les Ardéidés qui s'y installent à s'éloigner considérablement pour trouver les matériaux nécessaires à la construction des nids. Certains s'aventurent, du moins occasionnellement, au centre⁶⁾, d'autres vont dans les environs de la colonie. La distance maximale que nous ayons notée est d'environ 200 mètres et concerne un Héron crabier, mais il est probable que certains individus s'éloignent beaucoup plus. De ce fait, les nids situés en périphérie, déjà moins protégés contre intempéries et prédateurs, sont gardés avec moins d'efficacité au début de l'incubation. Précisons toutefois que la femelle reste généralement sur le nid, tandis que le mâle s'occupe de la collecte des matériaux de construction.

3.5.4. Problème de l'occupation spatiale des deux colonies par les différentes espèces

Nous avons vu que la distribution horizontale des nids (fig. 4) pourrait indiquer un choix préférentiel: le nombre de nids de Hérons crabiers et de Hérons bihoreaux s'accroît vers les zones périphériques caractérisées par un sous-bois dense, tandis que les Aigrettes garzettes et les Hérons garde-boeufs forment le noyau dans les deux colonies. Mais, après être arrivé à la conclusion que le centre d'une colonie offre de meilleures conditions aux nicheurs que la périphérie, cette hypothèse n'est pas convainquante et on est amené à envisager un phénomène de compétition.

⁶⁾ Ce fait a pu être prouvé à l'aide d'un marquage des branchettes à la couleur.

Contrairement à la distribution horizontale des nids, leur stratification (fig. 5) est différente d'une colonie à l'autre : dans la colonie A, la répartition verticale des nids est semblable pour les quatre espèces. Dans la colonie B, les nids des Hérons crabiers (et également des Hérons bihoreaux) se trouvent à une hauteur sensiblement inférieure à celle où s'installent les Aigrettes garzettes et les Hérons garde-boeufs.

Pour expliquer cette différence et la répartition horizontale des nids qui sépare les Hérons crabiers et les Hérons bihoreaux des Aigrettes garzettes et des Hérons garde-boeufs, il faut tenir compte des faits suivants :

- Une extension de la colonie dans l'espace a généralement lieu début juin. S'il y a un grand nombre de nicheurs dans la colonie B (surface très restreinte), le centre et la zone intermédiaire sont saturés et les derniers arrivés ne peuvent faire autrement que de s'établir tout à fait en périphérie où la plupart des arbres ne dépassent pas six mètres de haut. Dans la colonie A, par contre, il y a suffisamment de place et de sites favorables permettant son extension.
- L'Aigrette garzette, du fait de son abondance et de son installation précoce (fig. 10) occupe des sites favorables au centre de la colonie. Parmi les trois autres espèces, on peut considérer le Héron crabier comme un nicheur tardif, alors que l'installation du Héron bihoreau et du Héron garde-boeuf s'étale sur toute la saison (fig. 10). L'installation du Héron crabier bat son plein au moment où l'on constate une extension de la colonie dans l'espace.

Dans le cas de la colonie B, les Aigrettes garzettes furent présentes en abondance partout, sauf dans la zone périphérique. C'est dans cette zone là que s'établirent la plupart des Hérons crabiers ainsi que les Hérons bihoreaux, tardifs.

La nidification du Héron crabier et du Héron bihoreau en périphérie n'indique vraisemblablement pas un choix préférentiel. Il s'agit d'un exemple de la compétition interspécifique dont la réalité n'apparaît guère directement à l'observateur, mais dont les effets sont incontestables et se traduisent par la stratification et la distribution horizontale des nids.

Cette hypothèse est renforcée par les observations de Sterbetz (1960–61) en Hongrie qui décrit : « Dans une colonie mixte, le Héron crabier occupe généralement le centre et tente de nicher dans les étages les plus hauts ».

Le fait que le Héron garde-boeuf se maintienne au centre d'une colonie, aussi bien en début qu'en fin de saison, reste inexpliqué. Seule l'étude comportementale pendant les installations pourrait éventuellement éclaircir cette question, car il est possible que cette espèce soit caractérisée par une dominance sociale. Précisons toutefois que l'établissement des nichées tar-

dives du Héron garde-boeuf coïncide avec l'abandon, après l'envol des jeunes, d'un grand nombre de nids d'Aigrettes garzettes.

Toutes ces observations peuvent se résumer ainsi:

- Des deux colonies, c'est la colonie A qui représente le lieu de nidification le plus favorable.
- Le centre d'une colonie offre de meilleures conditions aux nicheurs que la périphérie.
- Les quatre espèces cherchent à s'installer au centre d'une colonie et les nids situés en périphérie appartiennent à des individus ayant trouvé les meilleurs sites déjà occupés.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de recherches de la Station Biologique de la Tour du Valat. Je remercie vivement pour leur collaboration mes amis de la Tour du Valat et du Centre d'Ecologie de Camargue (CNRS). Je remercie également MM Bosc et Gieu qui m'ont permis de pénétrer sur des domaines privés. Mais je suis tout particulièrement reconnaissant à M. Hoffmann de m'avoir accordé toutes les facilités nécessaires pour mener à bien ce travail.

Summary

Ecological study of the colonies of tree-nesting herons (*Egretta garzetta*, *Ardeola ralloides*, *Ardeola ibis*, *Nycticorax nycticorax*) in Camargue

1) Two colonies (A and B) in deciduous woods were studied. The centre of each colony had a canopy of 80 to 90 % cover, and sparse ground cover, the situation being reversed towards the periphery (fig. 3).

2) The four species were similarly distributed within each colony. *E. garzetta* and *A. ibis* nests were concentrated towards the centre, whereas the number of *A. ralloides* and *N. nycticorax* nests increased towards the periphery (fig. 4).

3) The four species did not arrive at the colony at the same time (fig. 10). Because of its abundance and early arrival *E. garzetta* was able to occupy the centre with those individuals of *A. ibis* and *N. nycticorax* also nesting early. *A. ralloides* and a large proportion of *N. nycticorax* nesting later in the season occupy the periphery. *A. ibis* has two distinct nesting periods, one early and one late, and it always maintains its position in the centre. This is probably because the establishment of the species' late broods coincides with the abandoning of a large number of central *E. garzetta* nests, following the departure of the young.

4) The nest density in the central and intermediate zones of colony A was roughly $\frac{1}{4}$ (average of 21 nests per study sector of 140 m²) of that of colony B (average of 81 nests). The size of the latter is restricted by the size of the wood, whereas A is established in a very large wood. In the periphery the nest density was the same for both colonies.

5) Clutch size differed between species: *A. ralloides* 4,7; *A. ibis* 4,6; *E. garzetta* 4,3; *N. nycticorax* 3,6; but differences were not significant between *E. garzetta* and *A. ibis*, and *A. ralloides* and *A. ibis*.

6) There are specific differences in egg-loss and in nestling mortality (table 8). *E. garzetta* and *N. nycticorax* sustain the greatest losses at both stages. The mortalities due to asynchronous hatching, and the consequent staggering of nestling's ages (typical of all herons) is more pronounced than in *A. ralloides* and *A. ibis*. The youngest die owing to poor success in competing for food with their older siblings.

7) Overall mortality is low in Camargue compared with that observed in other breeding areas.

8) The fact that clutch size and fledging success tend to decrease towards the periphery (fig. 11) suggests that the centre is more conducive to success than the periphery.

This is because:

a) The centre offers better protection against inclement weather and predators, by the surrounding trees and peripheral undergrowth. On the other hand the absence of undergrowth in the centre permits the birds good ground surveillance.

b) There is a higher availability of nest-material in the centre. Nests are built from dead branches, gathered on the ground as close as possible to the chosen nest site. The material is less abundant towards the periphery and the density of undergrowth makes it difficult to collect.

9) Thus the increase of *A. ralloides* and *N. nycticorax* nests towards the periphery is probably due to interspecific competition rather than choice. Direct conflict is rarely observed, but in the case of *A. ralloides* and *N. nycticorax* it can be seen from arrival dates that the late arrivals occupy the periphery.

10) Finally, a comparison of observations and results of certain analyses shows that colony A is a more suitable nesting site than colony B. Colony A, by occupying a vast area (with a lower nest density than B), provides a superabundance not only of suitable nest sites but also of nest material. In contrast, colony B has a surplus of neither nest sites nor material. The size of A offers better protection against bad weather. Lastly the fledging success of colony A is higher than that of B (table 11).

Bibliographie

- Blondel, J., & R. Cuvillier (1977): Une méthode simple et rapide pour décrire les habitats d'oiseaux: le stratiscope. — *Oikos* 29: 326–331.
 Cavalli-Sforza, L. (1969): Biometrie: Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. — 211 pp. Fischer, Stuttgart.

- Galet, L. (1931): Notes sur la nidification en Camargue de l'Aigrette garzette, du Bihoreau et du Crabier, *Egretta g. garzetta* (L.), *Nycticorax n. nycticorax* (L.) et *Ardeola r. ralloides* (Scop.). — Oiseau Revue fr. Orn. 1: 54-57.
- Hafner, H. (1970): A propos d'une population de Hérons garde-boeufs *Ardeola ibis* en Camargue. — Alauda 38: 249-254.
- (1975): Sur l'évolution récente des effectifs reproducteurs de quatre espèces de hérons en Camargue. — Ardeola 21: 819-825.
- (1977): Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de hérons (*Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop., *Ardeola i. ibis* L., *Nycticorax n. nycticorax* L.) pendant leur nidification en Camargue. — Thèse, Toulouse.
- (1978): Le succès de reproduction de quatre espèces d'Ardéidés *Egretta g. garzetta* L., *Ardeola r. ralloides* Scop., *Ardeola i. ibis* L., *Nycticorax n. nycticorax* L. en Camargue. — Terre et Vie 32: 279-289.
- Hoffmann, L. (1958): An ecological sketch of the Camargue. — Br. Birds 51: 321-349.
- Klomp, H. (1970): The determination of clutch-size in birds. A review. — Ardea 58: 1-124.
- Lack, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. — 343 pp. Clarendon Press, Oxford.
- (1966): Population Studies of Birds. — 341 pp. Clarendon Press, Oxford.
- (1968): Ecological adaptations for breeding in birds. — 409 pp. Methuen, London.
- Mc Vaugh, W. (1972): The development of four North American herons. — Living Bird 11: 155-173.
- Molinier, R., & G. Tallon (1965): Vers la forêt en Camargue. — Terre et Vie 19: 135-185.
- & — (1970): Prodrome des unités phytosociologiques observées en Camargue. — Bull. Mus. Hist. nat. Marseille 30: 5-110.
- Penot, J. (1963): Rapport ornithologique (Camargue) pour 1960 et 1961. — Terre et Vie 17: 280-288.
- Siegfried, W. R. (1972): Food requirements and growth of Cattle Egrets in South Africa. — Living Bird 11: 193-206.
- Sterbets, I. (1960-1961): The Squacco Heron in the "Saser" Bird-Sactuary. — Aquila 67-68: 39-70.
- Valverde, J. A. (1955): Essai sur l'Aigrette garzette (*Egretta g. garzetta*) en France. — Alauda 23: 147-171 et 254-279.
- (1956): Essai sur l'Aigrette garzette (*Egretta g. garzetta*) en France. — Alauda 24: 1-36.
- Yeates, G. K. (1950): Flamingo City. — 210 pp. Country life, London.
- Adresse de l'auteur: Dr. Heinz Hafner, Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, F 13200 Arles.